

夏季遮阳对‘红阳’猕猴桃净光合速率的影响及其与生理生态因子的关系

陈延松¹,袁华玲^{1*},卫文渊¹,刘思芹¹,陈加伟¹,姚成林²

(¹合肥师范学院生命科学学院,合肥 230601; ²安徽省润生农业开发有限公司,安徽金寨 237300)

摘要:【目的】探明夏季遮阳对‘红阳’猕猴桃叶片光合特性的影响。【方法】设置0%、35%和70% 3种遮阳处理,利用CI-340(CID Inc., USA)便携式光合仪测量‘红阳’猕猴桃的气体交换参数,分析‘红阳’猕猴桃净光合速率(P_n)的日变化规律及其与生理生态因子之间的关系。【结果】夏季‘红阳’猕猴桃叶片 P_n 日变化在0%和35%遮阳处理下为典型的“双峰”曲线,在70%遮阳处理下为单峰曲线;35%遮阳处理下‘红阳’猕猴桃 P_n 日最高值为 $14.715 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,日均值为 $7.889 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,明显高于0%和70%遮阳处理组。【结论】在夏季,适度遮阳可有效地提高‘红阳’猕猴桃叶片的 P_n 。但早晨和傍晚遮阳并不利于‘红阳’猕猴桃叶片进行光合作用。光合有效辐射和叶面温度是‘红阳’猕猴桃净光合速率(P_n)的主要限制因子,而蒸腾速率是主要决定因子。

关键词: ‘红阳’猕猴桃;夏季遮阳;生理生态因子;通径分析;光合作用

中图分类号: S663.4

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2017)09-1144-08

Impact of summer shading on net photosynthetic rate of *Actinidia chinensis* ‘Hongyang’ and its related eco-physiological factors

CHEN Yansong¹, YUAN Hualing^{1*}, WEI Wenyuan¹, LIU Siqin¹, CHEN Jiawei¹, YAO Chenglin²

(¹College of Life Sciences, Hefei Normal University, Hefei 230601, Anhui, China; ²Anhui Runsheng Agricultural Development Co. Ltd., Jinzhai 237300, Anhui, China)

Abstract: 【Objective】The study explored the diurnal changes in photosynthetic parameters of *Actinidia chinensis* ‘Hongyang’ under different shading treatments in summer. 【Methods】0% (control), 35% and 70% shading levels were used in this study, and the treatments began on June 10, 2015. Gas exchange characteristics of the plants were detected on sunny days (July 13 to 14 and August 3 to 4, 2015) from 6:00 to 18:00 at 1.5 h intervals. Photosynthesis related parameters including P_n , transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), leaf temperature (T_{leaf}) and environmental factors including photosynthetic active radiation (PAR), air temperature (t_a), air CO_2 concentration (C_a), and air relative humidity (RH) were automatically measured and recorded with a portable photosynthesis system with an air flow rate of $0.3 \text{ L}\cdot\text{min}^{-1}$ and an open system (CI-340, CID Inc., USA). Central portion of each leaf was used for photosynthesis measurement to ensure sample uniformity. Measurements were replicated 6 times ($n = 6$) for each treatment. 【Results】(1) A typical double-peak pattern of diurnal changes in P_n with an obvious midday depression was recorded in the control and the 35% shading treatment. The value of the first peak of P_n occurred at 9:00 and was the highest. In the control and under 35% shading treatment, this peak value was 11.198 and $14.715 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively, and the value of the second peak occurring at 15:00 was 7.817 and $8.980 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively. In contrast, a single-peak diurnal curve

收稿日期: 2016-12-26 接受日期: 2017-05-19

基金项目: 安徽省自然科学基金(1608085MC62);安徽高校省级优秀青年人才基金重点项目(2013SQRL068ZD);合肥师范学院校级产学研项目(2015xxh2009)

作者简介: 陈延松,男,副教授,在读博士研究生,主要从事植物生理生态学研究。E-mail:ottfss7531_cn@126.com

*通信作者 Author for correspondence. E-mail:1848158058@qq.com

of P_n was found in the 70% shading treatment, the peak value of which was $10.982 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ appearing at 9:00. The daily average value of P_n was 7.889, 6.058, and $3.921 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in the 35% shading treatment, the control and the 70% shading treatment, respectively. However, the value of P_n was significantly higher in the control than in the 35% and 70% shading treatments at 6:00 and 18:00. (2) The 94.8% and 99.3% of the variations in P_n could be separately explained by 6 eco-physiological factors, such as PAR, C_a , T_r , G_s , C_i , and T_{leaf} in the control and the 35% shading treatments, respectively. 97.3% of the variation in P_n could be explained by C_a , RH, G_s and C_i under 70% shading treatment. Further, significant negative effects of PAR, C_i , and T_{leaf} but significant positive effects of C_a , T_r , and G_s on P_n were found in the control and under the 35% shading treatment. As for the 70% shading treatment, negative factors and the direct positive factors were C_i , RH and C_a , G_s , respectively. According to the decision coefficient, PAR, G_s , C_i and T_{leaf} were the four inhibitors and C_a and T_r were the 2 determinants which affected the P_n of *A. chinensis* ‘Hongyang’ in the control. The inhibitors and the determinants were PAR, T_{leaf} and T_r , G_s and C_i under the 35% shading treatment, respectively, and were C_i , RH and C_a , G_s under the 70% shading treatment, respectively. [Conclusion] In summer, there was an obvious midday depression of P_n in *A. chinensis* ‘Hongyang’, which was caused by stomatal limitation. The P_n could be effectively improved by 35% shading treatment except in the early morning or at dusk. PAR and T_{leaf} were the major inhibitors affecting the P_n of *A. chinensis* ‘Hongyang’, while T_r was its main determinant. We suggest that, for the cultivation of the *A. chinensis* ‘Hongyang’, it is better to select an open region with a good air circulation, such as flat terrain or less slope gradient and southern side of hills, and to use moderate shading treatment in day time but avoiding shading in the early morning and at dusk during summer.

Key words: *Actinidia chinensis* ‘Hongyang’; Summer shading; Eco-physiological factors; Path analysis; Photosynthesis

猕猴桃是猕猴桃科(Actinidiaceae)猕猴桃属(*Actinidia*)植物统称,是一类落叶、半落叶或常绿藤本攀援植物,属于喜光果树。全属有54种以上,分布地区从马来西亚跨至西伯利亚东部,主产于亚洲。我国分布有52种以上,集中产于秦岭以南和横断山脉以东的大陆地区^[1]。‘红阳’猕猴桃(*Actinidia chinensis* ‘Hongyang’)是中华猕猴桃栽培新品种之一,其果实成熟时横切面上心皮之间的腹缝线呈红色放射状^[2]。与传统的中华猕猴桃相比,‘红阳’猕猴桃具有糖、维生素C、黄酮和膳食纤维含量高等优点^[3-4],而且果实无毛易加工和食用,是一种珍稀水果。

20世纪90年代以来,在果树栽培技术发展和地方积极政策扶持下,我国猕猴桃产业得到了蓬勃发展^[5-7]。在国内猕猴桃推广种植区,夏季强光常导致猕猴桃生长受限,甚至出现落叶落果和植株死亡等问题。夏季强光已成为制约我国猕猴桃种植产业稳产和增产的一个主要影响因子^[2,8-9]。当前研究表明,适度遮阳更适宜猕猴桃的正常生长^[10-11]。对猕猴桃光合特性的日变化规律及其与环境因子关

系的研究已有不少报道^[5-7,11]。然而,‘红阳’猕猴桃光合特性的日变化规律,因研究地区不同而存在差异^[6,10,12];关于影响‘红阳’猕猴桃净光合速率的主要生态因子,常局限于探寻其与环境因子之间的关系,忽略了环境因子与生理因子的综合作用^[5,7],数据分析不全面。总之,目前尚缺少‘红阳’猕猴桃叶片光合作用特性,及其净光合速率与生理生态因子关系的深入研究;而且,‘红阳’猕猴桃作为喜光果树,夏季全天遮阳可能并不完全利于其生长。因此,笔者试图通过夏季遮阳试验,利用多元统计分析方法,探明夏季遮阳对‘红阳’猕猴桃叶片光合特性的生态效应,以及更加合理的遮阳方法。研究结果将为适宜区域推广种植‘红阳’猕猴桃果树提供参考数据,对丰富猕猴桃果树栽培学基础理论也具有重要意义。

1 材料和方法

1.1 研究区域简介

本试验在安徽省金寨县古碑镇‘红阳’猕猴桃

种植区实施。古碑镇地处大别山腹地,镇南部为山区,北部为丘陵,地理条件复杂,表层为沙土和砂壤土,气候温和湿润,四季分明,年平均最低气温 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$,最高气温 $39\text{ }^{\circ}\text{C}$,无霜期 210 d ,年平均降雨量 $1\ 350\text{ mm}$ 。

1.2 试验设计

以该种植区 17 号地为试验园地,园地内‘红阳’猕猴桃为 3 a 树龄,以株行距 $2.5\text{ m} \times 4\text{ m}$ 种植,每垄 2 列,植株以“一干二蔓”形式整形。按常规栽培管理方式进行田间管理,供给水、肥。试验设置 3 种处理,一为 0% 遮阳,二为 35% 遮阳,三为 70% 遮阳,后 2 者分别由单针和三针黑色遮阳网处理。遮阳试验开始于 2015 年 6 月 10 日,遮阳网架设在每垄的树冠上方 50 cm 处,完全覆盖,每个处理覆盖 2 垄,每垄 6 株,并进行编号。利用 IBM SPSS statistics 23.0 软件随机数字生成器,在每一个处理组的每垄中分别随机选择 3 株,在每株树冠顶端主分枝中部选择完全暴露在外的向阳健康叶片 3 枚并挂牌标记以供测量,每处理组共计 6 株,18 枚叶片,每一株的光合参数用 3 枚叶片的平均值表示 ($n=6$)。分别于 2015 年 7 月 13—14 日和 8 月 3—4 日(天气晴朗),使用 CI-340 便携式光合测定仪(CID Inc., USA)在 6:00—18:00 期间,每隔 1.5 h 测量一次环境因子指标与光合参数指标。测量的参数包括光合有效辐射(PAR)、空气温度(t_a)、空气 CO_2 浓度(C_a)、空气相对湿度(RH)4 个环境因子,净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、叶面温度(T_{leaf})、水分利用效率(WUE, $\text{WUE}=P_n/T_r$)、光能利用效率(LUE, $\text{LUE}=P_n/\text{PAR}$)和气孔限制值(L_s , $L_s=1-C_i/C_a$)8 个光合参数。其中,前 9 个指标由仪器自动记录,后 3 个指标由公式计算获得。采取循环测量法以减少测量时间对变量造成的误差,测量时,待仪器读数稳定时记录数据。

1.3 数据处理与分析

首先,使用 Kolmogorov-Smirnov Test 检验数据分布正态性。然后,使用描述性统计分析计算不同遮阳处理下环境因子和光合参数的指标值,以平均数 \pm 标准误差表示;使用通径分析^[13]方法明晰 PAR、 t_a 、 C_a 、RH 四个环境因子和 T_r 、 G_s 、 C_i 、 T_{leaf} 4 个生理因子与净光合速率(P_n)之间的关系。上述分析均使用 IBM SPSS statistics 23.0 软件包完成,使用 Origin 8.5 绘图。

2 结果与分析

2.1 不同遮阳条件下环境因子的日变化

不同遮阳处理下,PAR 变化趋势均表现为在上午逐步上升,在中午 12:00 达到最大值,下午逐步下降;但随着遮阳率的升高,植株冠部的 PAR 日变化幅度明显减小(图 1-A)。 t_a 日变化也表现为先升后降的趋势,最高温出现在 13:30 左右;值得注意的是,下午 35% 和 70% 遮阳组植株冠部的 t_a 相比 0% 遮阳组明显降低(图 1-B)。不同遮阳处理对 C_a 和 RH 无

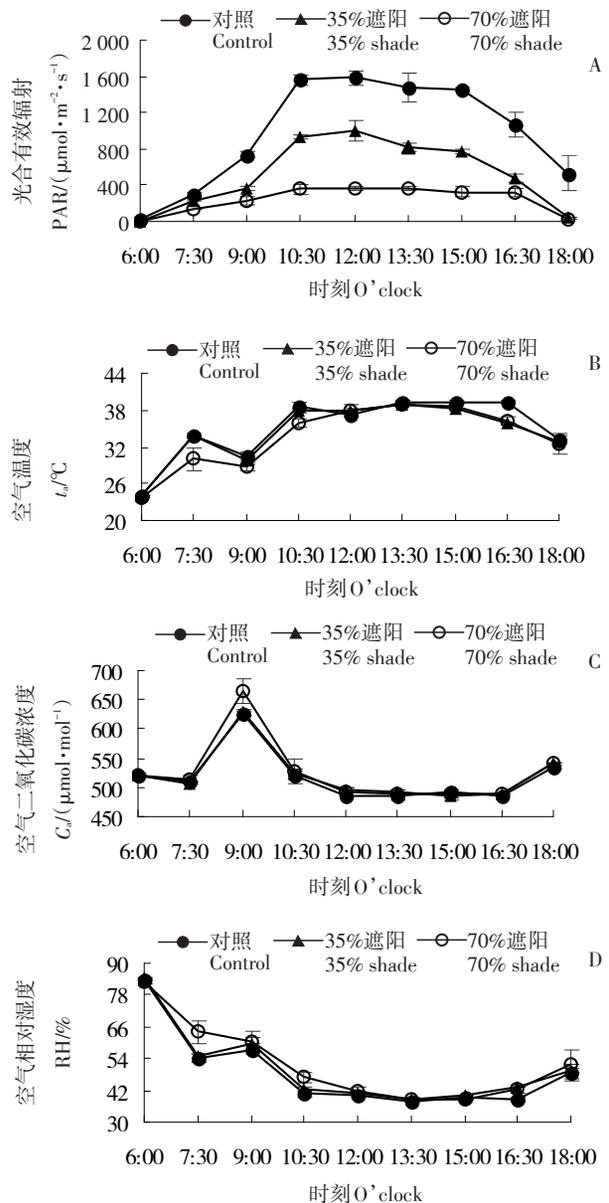


图 1 不同遮阳处理下光合有效辐射、空气温度、空气 CO_2 浓度和空气相对湿度的日变化

Fig. 1 Diurnal changes in photosynthetic active radiation, air temperature, air CO_2 concentration and relative air humidity under different shading treatments

明显影响,它们总体变化趋势基本一致,均表现为先逐步减少后保持相对稳定再回升(图1-C和1-D)。

2.2 ‘红阳’猕猴桃气体交换参数的日变化

2.2.1 净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和气孔限制值的日变化
如图2-A所示,0%和35%遮阳组 P_n 日变化表现为明显的“双峰”曲线,最高峰值均出现在9:00,分别为11.198和14.715 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;第二峰值均出现在15:00,分别为7.817和8.980 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。70%遮阳组 P_n 日变化则表现为“单峰”曲线,但其最高峰值也出现在9:00,为10.982 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,随后则快速下降并维持在一个较低水平上。7:30—16:30,35%遮阳组 P_n 明显高于0%遮阳组;相反的是,70%遮阳组 P_n 明显低于0%遮阳组。6:00和18:00时,0%遮阳组 P_n 明显高于35%和70%遮阳组。0%、35%和70%遮阳组 P_n 的日平均值分别为6.058、7.889和3.921 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

如图2-B所示,0%遮阳组 T_r 具有较明显的“双峰”特征,从6:00开始快速上升,10:30时出现第一峰值(2.355 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),随后逐步降低,12:00后则又逐步回升,至15:00时出现第二峰值(3.028 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),之后快速下降;35%遮阳组 T_r 从6:00—10:30快速上升并维持在一个较高水平上直至15:00,之后快速下降;70%遮阳组 T_r 从6:00—13:30缓慢上升至最高值随后缓慢下降。7:30—13:30,35%遮阳组 T_r 明显高于0%遮阳组;相反的是,全天中,70%遮阳组 T_r 明显低于0%和35%遮阳组。0%、35%和70%遮阳组 T_r 的日平均值分别为1.947、1.979和1.182 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

各遮阳处理组 G_s 日变化趋势与 P_n 日变化趋势基本一致,0%和35%遮阳组 G_s 日变化表现为明显的“双峰”曲线,最高峰值均出现在9:00,分别为78.522和134.770 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;第二峰值均出现在15:00,分别为67.550和81.232 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。70%遮阳组 G_s 日变化则为明显的“单峰”曲线,其最高峰值也出现在9:00,为106.890 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,随后快速下降并维持在一个较低水平上。全天中,35%遮阳组 G_s 明显高于0%和70%遮阳组(图2-C)。0%、35%和70%遮阳组 G_s 的日平均值分别为58.677、82.840和54.595 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

从图2-D可以看出,0%和35%遮阳组 L_s 日变化趋势基本一致。6:00—7:30,0%和35%遮阳组的 L_s 均急速上升至一个较高水平,然后逐步降低,9:00后

又逐步上升并维持在一个相对稳定的较高水平上,直至傍晚开始快速下降。不同的是,70%遮阳组 L_s 从6:00—10:30快速上升并维持在一个相对稳定的较高水平上,直至16:30开始快速下降。7:30—15:00,35%和70%遮阳组 L_s 均明显低于0%遮阳组。0%、35%和70%遮阳组 L_s 的日平均值分别为0.282、0.237和0.196。

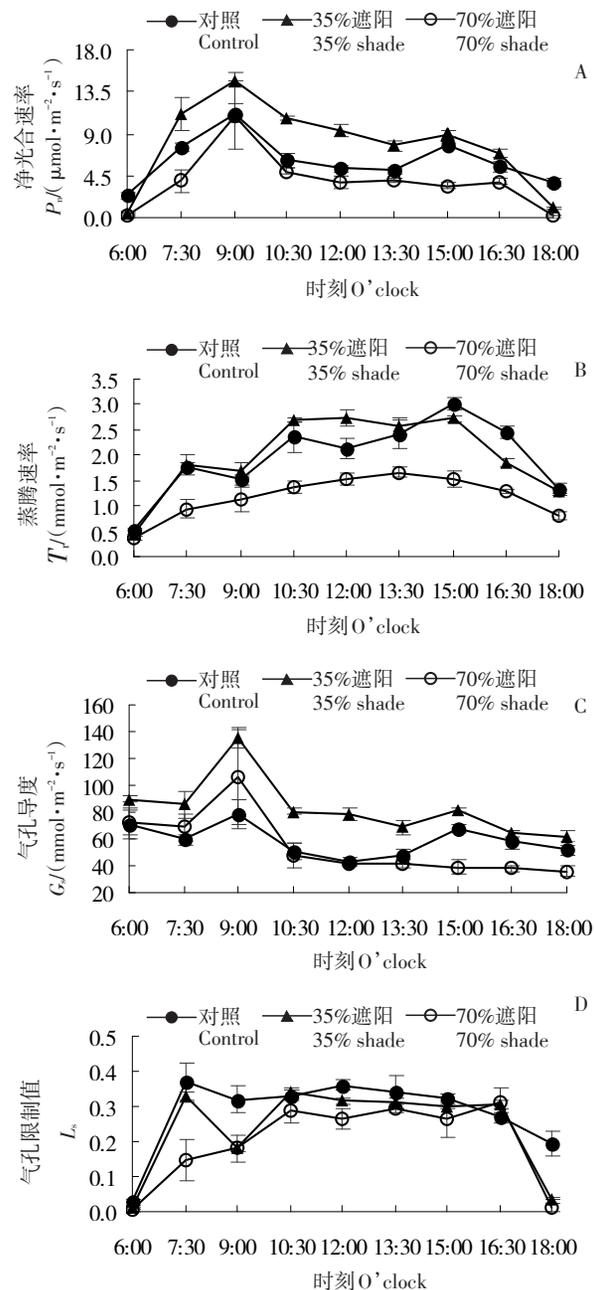


图2 不同遮阳处理下‘红阳’猕猴桃叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和气孔限制值的日变化

Fig. 2 The diurnal courses of net photosynthesis rate, transpiration rate, stomatal conductance, and stomatal limitation in leaves of *A. chinensis* ‘Hongyang’ under different shading treatments

2.2.2 水分利用效率、光能利用效率、胞间CO₂浓度和叶面温度的日变化 如图3-A所示,6:00时,0%遮阳组 WUE 明显高于 35% 和 70% 遮阳组 WUE。7:30—16:30,3 个处理组 WUE 变化趋势基本一致,7:30—9:00,WUE 均快速增加并达到一天中的最大值,随后又迅速降低,10:30—16:30,长时间保持在一个相对稳定的水平上。16:30后,0%遮阳组 WUE 依然保持相对稳定,并具有略微增加的趋势,而 35% 和 70% 遮阳组 WUE 则明显快速下降。10:30—16:30,35% 遮阳组 WUE 明显高于 0% 和 70% 遮阳组。0%、35% 和 70% 遮阳组 WUE 的日平均值分别为 3.453、3.795 和 3.120 mol·mol⁻¹。

如图3-B所示,0%与35%遮阳组 LUE 的日变化趋势基本一致,6:00—10:30,0% 和 35% 遮阳组的

LUE 均逐步降低,随后保持在一个相对稳定的状态,16:30后略有回升;而70%遮阳组 LUE 在6:00—9:00逐步升高,随后逐步下降,10:30后也保持在一个相对稳定的状态,但16:30未表现出上升趋势。9:00—16:30,0% 遮阳组 LUE 明显低于 35% 和 70% 遮阳组。0%、35%、70% 遮阳组 LUE 的日平均值分别为 0.018、0.030 和 0.018 μmol·μmol⁻¹。

整体而言,3 个处理组 C_i 日变化趋势基本一致,均表现为先下降,然后维持基本稳定,再上升的趋势。70% 遮阳组 C_i 明显高于 0% 和 35% 遮阳组(图 3-C)。0%、35% 和 70% 遮阳组 C_i 的日平均值分别为 348.4、366.8 和 406.2 μmol·mol⁻¹。

3 个处理组 T_{leaf} 与 t_a 变化趋势基本一致,但 35% 和 70% 遮阳组 T_{leaf} 明显低于 0% 遮阳组(图 3-D)。

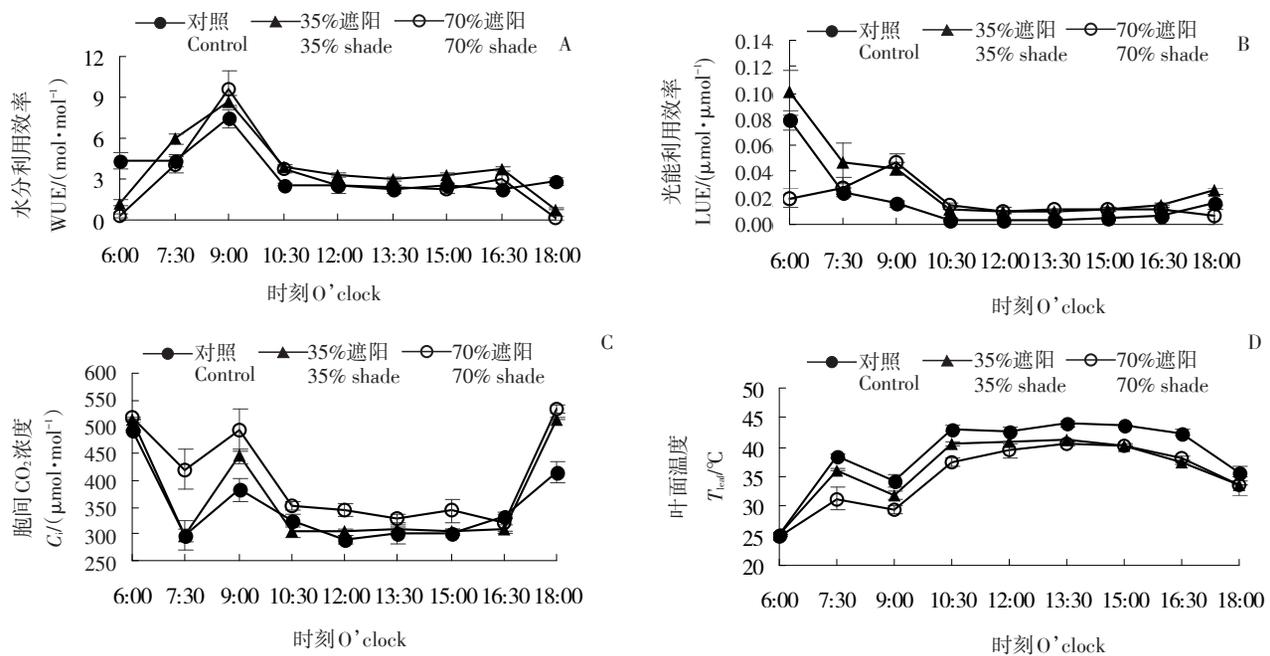


图3 不同遮阳处理下‘红阳’猕猴桃叶片水分利用效率、光能利用效率、胞间CO₂浓度和叶面温度的日变化

Fig. 3 The diurnal courses of water-use efficiency, light-use efficiency, intercellular CO₂ concentration and leaf temperature in leaves of *A. chinensis* ‘Hongyang’ under different shading treatments

0%、35%和70%遮阳组 T_{leaf} 的日平均值分别为 38.8、36.4 和 35.0 °C。

2.3 ‘红阳’猕猴桃净光合速率与生理生态因子之间的关系

通径分析(表1)表明,一方面,0%和35%遮阳处理下,PAR、C_i和T_{leaf}均对P_n具有负向直接作用,70%遮阳组C_i和RH对P_n具有负向直接作用。但是,这些因子都通过其他因子对P_n产生较大的正向间接作用,其中,35%遮阳组PAR通过其他因子对P_n产生

的正向间接作用更大。另一方面,0%和35%遮阳处理下,C_a、T_r和G_s均对P_n具有正向直接作用,70%遮阳组C_a和G_s对P_n也具有正向直接作用。0%遮阳组处理下,这些因子都通过其他因子对P_n产生明显的负向间接作用。而35%遮阳处理仅有C_a通过其他因子对P_n产生明显的负向间接作用。由决策系数可以看出,0%遮阳组处理下,PAR、G_s、C_i和T_{leaf}均对P_n具有限制作用,C_a和T_r是P_n的主要决定因子;35%遮阳处理下,PAR和T_{leaf}对P_n具有明显限制作用,而T_r、G_s

表1 不同遮阳下生理生态因子对‘红阳’猕猴桃净光合速率的通路分析
 Table 1 Path analysis for the effect of eco-physiological factors to net photosynthetic rate of
A. chinensis ‘Hongyang’ under different shade treatments ($n=54$)

处理 Treat- ment	变量 Varia- ble	直接作用 Direct effect	间接作用 Indirect effect								决策系数 Decision coefficient
			PAR	C_a	RH	T_i	G_s	C_i	T_{leaf}	合计 Total	
0% 遮阳 No shade	PAR	-0.172	-	-0.293	-	0.518	-0.194	0.485	-0.232	0.284	-0.068
	C_a	0.872	0.058	-	-	-0.335	0.087	-0.342	0.142	-0.390	0.080
	T_i	0.749	-0.119	-0.390	-	-	-0.135	0.533	-0.245	-0.356	0.028
	G_s	0.350	0.095	0.216	-	-0.290	-	-0.585	0.219	-0.345	-0.119
	C_i	-0.835	0.100	0.357	-	-0.478	0.245	-	0.239	0.463	-0.074
	T_{leaf}	-0.286	-0.139	-0.434	-	0.641	-0.268	0.696	-	0.496	-0.202
35% 遮阳 35% shade	PAR	-0.234	-	-0.193	-	0.535	-0.014	0.638	-0.308	0.658	-0.253
	C_a	0.667	0.068	-	-	-0.204	0.137	-0.583	0.197	-0.385	-0.069
	T_i	0.626	-0.200	-0.217	-	-	0.001	0.784	-0.362	0.006	0.398
	G_s	0.192	0.017	0.477	-	0.003	-	-0.209	0.132	0.420	0.198
	C_i	-0.990	0.151	0.393	-	-0.496	0.041	-	0.332	0.421	0.149
70% 遮阳 70% shade	T_{leaf}	-0.392	-0.184	-0.335	-	0.578	-0.065	0.839	-	0.833	-0.499
	C_a	0.579	-	-	-0.121	-	0.507	-0.372	-	0.014	0.351
	RH	-0.333	-	0.210	-	-	0.460	-0.453	-	0.217	-0.034
	G_s	0.749	-	0.392	-0.204	-	-	-0.285	-	-0.097	0.416
	C_i	-0.617	-	0.349	-0.245	-	0.346	-	-	0.450	-0.176

和 C_i 是 P_n 的主要决定因子;70%遮阳处理下, C_i 和 RH 对 P_n 具有限制作用, 而 C_a 和 G_s 是 P_n 的主要决定因子。

3 讨论

3.1 不同遮阳条件下环境因子的日变化特征

遮阳处理下, ‘红阳’猕猴桃植株冠部 PAR 明显降低, 午后 t_a 也明显稳步降低, 但对 C_a 和 RH 影响不明显。35%遮阳处理下, 其叶片有效避免了夏季强烈太阳直射引起的光合机构损伤且 T_{leaf} 明显降低, 利于叶片进行光合作用; 但在70%遮阳下, 由于 PAR 不足, 叶片净光合速率明显受到抑制。4 个环境因子中, PAR 在早晨上升较慢, 在9:00时 t_a 、 C_a 和 RH 均出现波动现象。这主要是因为试验田东面靠山, 而且山区空气湿度大, 夏季早晨多露, 9:00左右太阳光才开始完全直射试验田, 此时大量露水蒸发, 导致近地表 t_a 下降, RH 增加, 并随之对相同时刻的 T_{leaf} 和 T_i 产生一定影响。在复杂的山地条件下, 早晨由太阳辐射驱动的山谷气体对流逐步增强, 导致山体 CO_2 沿坡泄流, 以及浅层土壤呼吸 CO_2 蒸发释放和暂时性的逆温, 造成试验田近地表 CO_2 暂时堆积, C_a 升高, 并间接对 C_i 产生影响。

3.2 夏季遮阳对‘红阳’猕猴桃光合日变化特征的影响

揭示光合日变化规律是研究生态因子与植物生长关系的重要研究手段^[14-15]。即使是同种植物, 也

会对不同环境表现出不同的适应能力^[16-17]。袁继存^[6]研究了7个猕猴桃种 P_n 和 T_i 日变化规律, 均呈现出不同程度的“双峰”曲线, 且基本同步出现, P_n 第一峰值出现在10:00, 第二峰值出现在16:00。黄涛^[10]对‘红阳’猕猴桃 P_n 日变化的研究也发现了相似的规律, 但 E 并未出现类似的同步日变化现象, 且 P_n 第一峰值出现在12:00, 第二峰值出现在16:00。他们的研究还表明‘红阳’猕猴桃 P_n 明显高于同属其他物种或品种, 是一种具有高光合作用效率的优良果树品种。本研究中, ‘红阳’猕猴桃 P_n 在不同遮阳处理下存在差异, 0%和35%遮阳处理下, ‘红阳’猕猴桃 P_n 日变化表现为明显的“双峰”曲线, 具有典型“午休”现象, 与已有研究结果一致。然而值得注意的是, P_n 两个峰值出现时间与他人研究结果不同, 第一峰值出现在9:00, 第二峰值出现在15:00。不同栽培地区环境条件各异, 是造成‘红阳’猕猴桃 P_n 峰值出现时间不同的主要原因。在70%遮阳处理下, ‘红阳’猕猴桃 P_n 日变化曲线明显低于0%和35%遮阳组, 且第二峰消失, 并且 C_i 明显偏高。太阳辐射过低是导致这种现象发生的主要因素。 T_i 日变化除了第一峰外, 基本与 P_n 日变化同步, T_i 与 P_n 第一峰未同步的原因可能是山区早晨大量露水蒸发, 导致近地表空气湿度骤增而限制气孔蒸腾。‘红阳’猕猴桃光合特性对环境条件变化具有较强的调节能力^[12]。在夏季, 其光合能力在35%遮阳处理下可得到有效提高,

但在 70% 遮阳处理下却完全相反。

气孔是植物叶片与大气进行气体交换的主要通道。气孔限制是植物光合作用受限的主要因素之一,其原因是 G_s 下降导致 CO_2 进入叶片受阻;非气孔限制则是植物光合作用受限的另一重要因素,其原因是光合机构和功能受到损害而导致光合速率下降^[18-19]。当 2 种因素同时存在时,以 C_i 的变化方向为主,而不是以 C_i 的变化幅度作为标准。当 P_n 和 G_s 下降,且 L_s 增大和 C_i 降低时,则可认为光合速率下降主要原因是气孔限制;若 L_s 减小和 C_i 增大或不变,则可认为光合速率下降主要原因为非气孔限制,如叶肉细胞羧化能力的降低。本研究显示,在 9:00—10:30,‘红阳’猕猴桃 P_n 下降主要是由气孔限制增强引起的。整体而言,0% 遮阳处理下气孔限制更加突出,导致该处理下‘红阳’猕猴桃 P_n 明显降低,LUE 也明显偏低。15:00 后, P_n 下降则是由于太阳辐射明显减弱所致,并可能与叶片光合机构钝化存在一定联系^[18]。该地区夏季‘红阳’猕猴桃叶片光合作用能力受限的因素既包括气孔因素也包括非气孔因素^[6]。值得一提的是,6:00 和 18:00 时,0% 遮阳处理下 P_n 明显高于 35% 和 70% 遮阳处理组,表明早晨和傍晚遮阳并不利于‘红阳’猕猴桃叶片进行光合作用,同时还降低了 WUE。

3.3 夏季‘红阳’猕猴桃叶片净光合速率与生理生态因子的关系

与 0% 和 70% 遮阳处理相比,在 35% 遮阳处理下,‘红阳’猕猴桃叶片 P_n 明显提高,最大值为 $14.715 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,与桂北地区 ($14.6 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 十分接近^[12],但是最高日平均值为 $7.889 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,低于西南地区^[5,12]。PAR、 C_a 、RH、 T_r 、 G_s 、 C_i 、 T_{leaf} 等生理生态因子对植物叶片 P_n 均具有重要影响^[20]。这些因子对 P_n 的影响常表现为直接作用或间接作用^[21]。在一定条件下, P_n 与 PAR、 C_a 、 T_r 、 G_s 、 C_i 、 T_{leaf} 呈显著正相关,与 RH 呈显著负相关^[15-17]。3 种遮阳处理下,‘红阳’猕猴桃叶片 P_n 与 C_i 呈负相关。这是由于叶绿素对高温敏感,光合作用机构敏感性降低,光呼吸增强所致^[22]。 P_n 与其他生理生态因子之间的相关关系与前人研究结果基本一致^[18]。

在自然环境中,生理生态因子对植物叶片 P_n 的影响常具有综合性、复杂性等特点^[16,21]。关于 P_n 与生理生态因子的关系目前并无一致观点。邵玺文等^[17] 研究表明,不同生境条件下影响黄芩 P_n 的主导环境

因子不同。朱慧森等^[15] 研究发现,偏关苜蓿初花期净光合速率 P_n 受 t_a 、RH、PAR 和 C_a 等诸多环境因子影响。通径分析常能更真实地反映生理生态因子对 P_n 的影响。首先,70% 重度遮阳削弱了 P_n 与部分生理生态因子之间的相关程度, C_a 、RH、 G_s 、 C_i 是引起 P_n 变化的 4 大生理生态因子。由于太阳辐射过低导致叶片 T_r 与 P_n 均大幅度降低,但对 WUE 影响不明显。其次,0% 和 35% 遮阳处理下 PAR、 C_a 、 T_r 、 G_s 、 C_i 、 T_{leaf} 是引起 P_n 变化的 6 大生理生态因子。PAR、 C_i 和 T_{leaf} 对 P_n 均产生了负向直接作用,但这些因子可通过其他生理生态因子对 P_n 产生正向间接作用。对于绝大多数植物而言,叶片中 Rubisco 酶最适宜温度为 25~30 °C^[23],温度过高或过低均会限制植物光合速率。例如,10:30—16:30,0% 遮阳处理下 T_{leaf} 会超过 43 °C,即使在遮阳条件下 T_{leaf} 也会长时间处于 40 °C 左右,过高的 T_{leaf} 明显限制了叶片 P_n 。高的蒸腾速率是高净光合速率的基本保证之一^[7,21]。与 35% 遮阳组相比,0% 遮阳处理下,由于阳光直射导致叶片气孔部分关闭, L_s 偏高, T_r 偏低,同时 G_s 也明显偏低,导致 P_n 下降。通径分析与决策分析结果证实了 PAR 和 T_{leaf} 是夏季‘红阳’猕猴桃叶片 P_n 的主要限制因子, T_r 是首要决定因子。

夏季 35% 左右的适度遮阳处理可有效提高‘红阳’猕猴桃叶片 P_n ,但应避免早晨和傍晚遮阳。PAR 和 T_{leaf} 是影响‘红阳’猕猴桃 P_n 的主要限制因子,而 T_r 是主要决定因子。建议选择地形平坦或山体坡度较小且坡向朝南空气流动性好的开阔区域推广种植该猕猴桃品种。

致谢:感谢安徽省金寨县古碑镇红阳猕猴桃种植基地技术员赵振飞给予的积极帮助。

参考文献 References:

- [1] 黄宏文,龚俊杰,王圣梅,何子灿,张忠慧,李建强. 猕猴桃属 (*Actinidia*) 植物的遗传多样性[J]. 生物多样性,2000,8(1): 1-12.
HUANG Hongwen, GONG Junjie, WANG Shengmei, HE Zican, ZHANG Zhonghui, LI Jianqiang. Genetic diversity in the genus *Actinidia*[J]. Chinese Biodiversity, 2000, 8(1):1-12.
- [2] 李玉阔,齐秀娟,林苗苗,李志,方金豹. 套袋对 2 种类型红肉猕猴桃果实着色的影响[J]. 果树学报,2016,33(12):1492-1501.
LI Yukuo, QI Xiujian, LIN Miaomiao, LI Zhi, FANG Jinbao. Effect of bagging on fruit pigmentation in two types of red-fleshed kiwifruit[J]. Journal of Fruit Science, 2016, 33(12):1492-1501.
- [3] 赵金梅,高贵田,薛敏,耿鹏飞,孙翔宇,谷留杰,雷玉山. 不同品种猕猴桃果实的品质及抗氧化活性[J]. 食品科学,2014,35

- (9): 118-122.
ZHAO Jinmei, GAO Guitian, XUE Min, GENG Pengfei, SUN Xiangyu, GU Liujie, LEI Yushan. Fruit quality and antioxidant activity of different kiwifruit varieties[J]. Food Science, 2014, 35(9): 118-122.
- [4] 祝义伟,冯璨,费华熙,周灿,龙勃,陈秋生. 重庆四区县不同猕猴桃品种营养成分检测与比较[J]. 中国食物与营养, 2014, 20(4): 73-75.
ZHU Yiwei, FENG Can, FEI Huaxi, ZHOU Can, LONG Bo, CHEN Qiusheng. Determination and comparison of kiwifruit nutrients in 4 districts and counties of Chongqing[J]. Food and Nutrition in China, 2014, 20(4): 73-75.
- [5] 吴迪,彭熙,李安定,韩振诚,李苇洁. 贵州喀斯特山区猕猴桃光合特性研究[J]. 中国果树, 2015(5): 20-23.
WU Di, PENG Xi, LI Anding, HAN Zhencheng, LI Weijie. Study on photosynthetic characteristics of kiwifruit in Karst mountain of Guizhou province[J]. China Fruits, 2015(5): 20-23.
- [6] 袁继存. 不同猕猴桃种的光合特性比较研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2010.
YUAN Jicun. The research on photosynthetic characteristics of different kiwifruit species[D]. Yangling: Northwest Agriculture & Forestry University, 2010.
- [7] 莫凌,韦兰英,张中峰,曾丹娟,袁维圆. 桂北中华猕猴桃光合蒸腾特性及其影响因子研究[J]. 西南农业学报, 2008, 21(4): 968-971.
MO Ling, WEI Lanying, ZHANG Zhongfeng, ZENG Danjuan, YUAN Weiyuan. Photosynthetic, transpiration characteristics and its affecting factors in leaves of *Actinidia chinensis*[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2008, 21(4): 968-971.
- [8] 龚弘娟,叶开玉,蒋桥生,李洁维,薛进军. 4种砧木嫁接的红阳猕猴桃光合特性比较[J]. 南方农业学报, 2014, 45(10): 1825-1830.
GONG Hongjuan, YE Kaiyu, JIANG Qiaosheng, LI Jiwei, XUE Jinjun. Photosynthetic characteristic comparison of ‘Hongyang’ kiwifruit grafted with four different rootstocks[J]. Journal of Southern Agriculture, 2014, 45(10): 1825-1830.
- [9] 施春晖,骆军,王晓庆,陆志兴,张志明,张林山. 红阳猕猴桃设施栽培与露地栽培比较研究[J]. 上海农业学报, 2014, 30(6): 24-28.
SHI Chunhui, LUO Jun, WANG Xiaoqing, LU Zhixing, ZHANG Jianming, ZHANG Linshan. Comparative study on protected cultivation and open cultivation of ‘Hongyang’ kiwifruit[J]. Acta Agriculturae Shanghai, 2014, 30(6): 24-28.
- [10] 黄涛. 大棚栽培条件下红阳猕猴桃生长发育及果实品质的研究[D]. 雅安:四川农业大学, 2012.
HUANG Tao. Studies on the development and fruit quality of the ‘Hongyang’ kiwifruit in plastic greenhouse[D]. Ya’an: Sichuan Agricultural University, 2012.
- [11] 彭永宏,章文才. 猕猴桃的光合作用[J]. 园艺学报, 1994, 21(2): 151-157.
PENG Yonghong, ZHANG Wencai. Photosynthesis of kiwifruit[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1994, 21(2): 151-157.
- [12] 韦兰英,莫凌,曾丹娟,袁维圆. 桂北地区中华猕猴桃光合作用的日变化特征[J]. 西北农业学报, 2008, 17(6): 107-112.
WEI Lanying, MO Ling, ZENG Danjuan, YUAN Weiyuan. The diurnal changes in leaf gas exchange of *Actinidia chinensis* Guihai 4 in northern Guangxi province[J]. Acta Agriculturae Boreali-Oc-
- cidental Sinica, 2008, 17(6): 107-112.
- [13] 杜家菊,陈志伟. 使用 SPSS 线性回归实现通径分析的方法[J]. 生物学通报, 2010, 45(2): 4-6.
DU Jiaju, CHEN Zhiwei. Method of path analysis with SPSS linear regression[J]. Bulletin of Biology, 2010, 45(2): 4-6.
- [14] GAO Z J, XU B C, WANG J, HUO L J, LI S. Diurnal and seasonal variations in photosynthetic characteristics of switch grass in semiarid region on the Loess Plateau of China[J]. Photosynthetica, 2015, 53(4): 1-11.
- [15] 朱慧森,杜利霞,韩兆胜,董宽虎,赵祥. 偏关苜蓿初花期光合特性及其与环境因子的关系[J]. 中国草地学报, 2015, 37(3): 43-47.
ZHU Huisen, DU Lixia, HAN Zhaosheng, DONG Kuanhu, ZHAO Xiang. Relationships between environmental factors and the photosynthetic characteristics of *Medicago sativa* ‘Pianguan’ at early blooming stage[J]. Chinese Journal of Grassland, 2015, 37(3): 43-47.
- [16] PALLAS J E. Diurnal changes in transpiration and daily photosynthetic rate of several crop plants[J]. Crop Science, 1973, 13(1): 82-84.
- [17] 邵玺文,韩梅,韩忠明,孔伟伟,杨利民. 不同生境条件下黄芩光合日变化与环境因子的关系[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1470-1477.
SHAO Xiwen, HAN Mei, HAN Zhongming, KONG Weiwei, YANG Limin. Relationship between diurnal changes of photosynthesis of *Scutellaria baicalensis* and environmental factors in different habitats[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1470-1477.
- [18] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Reviews of Plant Physiology, 1982, 33(1): 317-345.
- [19] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学报, 1997, 33(4): 241-244.
XU Daquan. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis[J]. Plant Physiology Journal, 1997, 33(4): 241-244.
- [20] 郑小华,廖明安,李明章,王丽华,郑晓琴. 猕猴桃叶片光合日变化与环境因子关系的研究[J]. 中国南方果树, 2008, 37(5): 67-69.
ZHENG Xiaohua, LIAO Ming’an, LI Mingzhang, WANG Lihua, ZHENG Xiaoqin. Study on diurnal changes of photosynthesis in leaves of kiwifruit and the relationships to environmental factors[J]. South China Fruits, 2008, 37(5): 67-69.
- [21] 黄滔,唐红,廖菊阳,刘艳,黄程前. 长果安息香夏季光合蒸腾日变化与其环境因子的关系[J]. 中南林业科技大学学报, 2015, 35(7): 62-68.
HUANG Tao, TANG Hong, LIAO Juyang, LIU Yan, HUANG Chengqian. Photosynthesis and transpiration characteristics of *Changiostyrax raxdolicarpa* and their relations with environmental factors[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2015, 35(7): 62-68.
- [22] VESTE M, BENGAL A, SHANI U, BLANKE M, POHLAN J. Impact of thermal stress and high VPD on gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Citrus grandis* under desert conditions[J]. Acta Horticulturae, 2000, 531: 143-149.
- [23] SALVUCCI M E, PORTIS A R, OGREN W L. Purification of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase with high specific activity by fast protein liquid chromatography[J]. Analytical Biochemistry, 1986, 153(1): 97-101.